

СТОХАСТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ЗАРАЖЕНИЯ ГЕЛЬМИНТАМИ

I. ПОСТРОЕНИЕ МОДЕЛИ¹

Е. Я. Фрисман, Э. Х. Гинзбург и К. П. Федоров

Институт цитологии и генетики СО АН СССР
и Биологический институт СО АН СССР, Новосибирск

Рассматривается ряд гельминтологических процессов: выделение яиц взрослыми гельминтами; развитие яиц до взрослой стадии в организме данного хозяина; гибель яиц; заражение хозяина промежуточной формой этого же гельминта из внешней среды; гибель промежуточных стадий, проникших в организм хозяина; гибель взрослых гельминтов. Предполагается, что эти процессы являются стохастическими. На этом основании построена математическая модель, объясняющая пуассоновское и отрицательное биномиальное распределения животных по числу найденных у них паразитов.

Обсуждена возможность расширения предложенной модели на многие случаи аутоинвазии, а также на наличие иммунологических реакций организма хозяина, препятствующих развитию гельминта.

ВВЕДЕНИЕ

В паразитологических исследованиях неоднократно обнаруживалось, что эмпирическое распределение некоторых животных по числу найденных у них паразитов удовлетворительно согласуется с отрицательным биномиальным распределением (Bliss and Fischer, 1953; Бреев, 1968). Но во всех подобных работах обычно ограничивались установлением вида распределения и не было никаких попыток рассмотрения факта существования этого распределения как результата совместного анализа ряда паразитологических процессов.

Такое рассмотрение для большинства видов паразитов оказывается либо очень сложным, либо ввиду отсутствия достаточной информации о многих интимных моментах взаимодействия в системе «паразит—хозяин» пока невозможным.

Несколько проще обстоит дело в случае с инвазией гельминтами. Здесь, с одной стороны, для многих видов гельминтов имеется достаточно полная качественная информация о большинстве основных этапов его взаимодействия с хозяином. Это позволяет построить достаточно адекватную математическую модель гельминтологического заражения. С другой стороны, экспериментально исследованы значительные по объему выборки инвазированных животных, что позволяет проверить содержательную ценность построенной модели.

В этой работе делается попытка описать словесно и формализовать (записать в виде формул и уравнений) одну из моделей гельминтологи-

¹ Понимая, что предлагаемая модель системы заражения гельминтами их хозяев крайне упрощена и не отражает многих реально существующих отношений, Редакция тем не менее считает полезной публикацию статьи, поскольку она ставит важный вопрос о математическом моделировании паразитарных систем в гельминтологии и намечает параметры, которые должны быть получены путем экспериментов и наблюдений для разработки и проверки более совершенных моделей. (Редакция).

ческих процессов, которая приведет к отрицательному биномиальному распределению животных-хозяев по числу найденных у них гельминтов.

Предложения, которые лежат в основе этой модели, видимо, значительно проще реальных природных ситуаций, но эти упрощения позволяют выделить существенные черты гельминтологических процессов и изучить их в чистом виде.

Во второй части работы будет показана адекватность построенной модели для некоторых конкретных видов гельминтов.

СТОХАСТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ

Будем считать, что жизнь гельминта в организме хозяина описывается схемой, приведенной на рисунке. Процессы, происходящие внутри организма хозяина, изображены стрелками внутри заштрихованной рамки. Опишем эти процессы. Взрослые гельминты выделяют яйца.² Широкая поперечно заштрихованная стрелка изображает поток поступления этих яиц. В дальнейшем в судьбе яиц могут быть две возможности.

1. Яйца развиваются, проходя все необходимые стадии до взрослой фазы, не покидая организма хозяина (узкая сплошная стрелка — поток этих яиц).

2. Яйца могут эмигрировать — покинуть хозяина (сюда, естественно, входит и возможность гибели яиц). Широкая светлая стрелка — поток эмиграции яиц.

Кроме того, учитывается возможность заражения хозяина некоторой личиночной стадией этого же гельминта из внешней среды. Причем, эта личиночная стадия не обязательно является той же формой, которая раньше была названа «яйцом», но может и совпадать с ней. Назовем условно эту стадию «личинкой». Заражение личинками осуществляется любым способом: непосредственно через промежуточного хозяина или сразу несколькими способами. Широкая темная стрелка — поток этого заражения.

Проникшие в организм хозяина личинки, как и яйца, могут иметь два пути в своем развитии: развиваться до взрослого гельминта (узкая мелко штрихованная стрелка — поток развивающихся личинок); эмигрировать из организма хозяина (гибель, рассасывание и т. д.) (широкая косо штрихованная стрелка — поток этой эмиграции личинок).

Наконец, следует учитывать, что взрослые гельминты сами могут мигрировать — покинуть хозяина. Сюда же входят и случаи их гибели (узкая крупно штрихованная стрелка — поток этой эмиграции).

Перейдем теперь к количественной характеристике этих процессов.

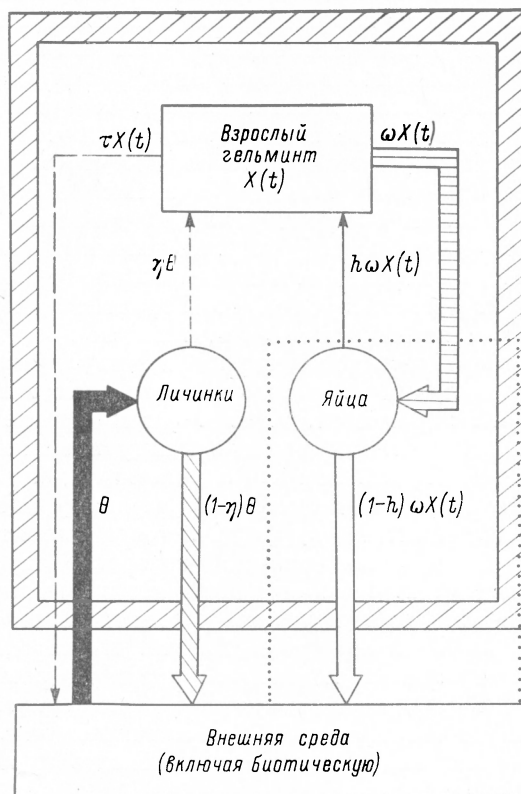


Схема жизни гельминта в организме хозяина.

² Под яйцом мы условно понимаем любую ларвальную форму гельминта, продуцируемую взрослой особью.

Предположим, что внутри организма хозяина в момент времени t содержится $X(t)$ гельминтов. Понятно, что $X(t)$ есть некоторое целое число, и $t > 0$.

а) Пусть вероятность того, что один гельминт выделит одно яйцо за достаточно малый интервал времени Δt есть величина $\omega \Delta t$, где ω — вероятность того, что один гельминт за единицу времени выделит одно яйцо. Можно показать (Венцель, 1969), что ω имеет смысл коэффициента яйцепродукции, т. е. ω равно среднему числу яиц, выделяемых одним гельминтом в единицу времени.

Вероятность выделить одно яйцо за время Δt для $X(t)$ гельминтов в $X(t)$ раз больше, чем для одного гельминта и равна $\omega X(t) \Delta t$. Здесь предполагается, что плодовитость гельминтов не зависит от плотности их популяции. Здесь и всюду ниже предполагается, что промежуток времени Δt настолько мал, что вероятностью наступления за время Δt больше чем одного события можно пренебречь.

б) Обозначим долю яиц (развивающихся во взрослого гельминта), назовем ее коэффициентом аутовывиаемости яиц через h ($h \leq 1$). Тогда вероятность появления за время Δt одного нового паразита, прошедшего в данном хозяине весь цикл развития, есть величина $\omega h X(t) \Delta t$.

При этом предполагается, что два процесса — продуцирование яиц и их развитие взаимно независимы.

в) Из предыдущего видно, что вероятность эмиграции одного яйца из организма хозяина за время Δt равна $\omega(1-h) X(t) \Delta t$.

Таким образом, условия, принятые во всех трех пунктах а, б и в, описывают судьбу яиц, выделенных гельминтами в организме хозяина. Теперь переходим к количественной характеристике процессов заражения.

г) Предположим, что вероятность попадания одной личинки в организм хозяина при заражении за время Δt есть величина $\theta \Delta t$, где θ — вероятность того, что за единицу времени в организм хозяина попадет одна личинка. Можно показать, что θ имеет смысл коэффициента первичного заражения, т. е. θ равно среднему числу личинок, попадающих в организм хозяина в единицу времени.

д) Пусть, как и в случае яиц, доля личинок, развившихся во взрослого гельминта (назовем ее коэффициентом выживаемости личинок), есть величина η ($\eta \leq 1$), тогда вероятность появления одного нового взрослого гельминта в результате заражения за время Δt есть величина $\eta \theta \Delta t$. Здесь опять предполагается независимость процесса заражения личинками и процесса развития личинок во взрослых гельминтов.

е) Из предыдущего видно, что вероятность эмиграции одной личинки из организма хозяина за время Δt равна $(1-\eta) \theta \Delta t$.

В предыдущих пунктах рассматривались процессы, которые так или иначе были связаны с увеличением числа взрослых гельминтов. Теперь необходимо количественно описать процессы, связанные с уменьшением этого числа.

ж) Пусть вероятность эмиграции одного гельминта за время Δt есть величина $\tau \Delta t$, где τ — вероятность того, что один взрослый гельминт эмигрирует за единицу времени. Можно показать, что τ имеет смысл коэффициента эмиграции взрослых гельминтов: τ равно среднему числу гельминтов, эмигрировавших или погибших за единицу времени.

Вероятность эмиграции одного гельминта из организма хозяина, содержащего $X(t)$ гельминтов, в $X(t)$ раз больше и равна величине $\tau X(t) \Delta t$. Предполагается, что τ не зависит от $X(t)$.

На схеме, представленной на рисунке, каждая стрелка, означающая некоторый процесс, снабжена количественной, точнее вероятностной характеристикой этого процесса — вероятностью совершения одного события в единицу времени.

Учитывая рассмотренные выше условия, посчитаем вероятность изменения числа взрослых гельминтов за единицу за достаточно малый интервал времени Δt . Вначале заметим, что полная вероятность увеличения числа взрослых гельминтов на единицу есть сумма вероятностей увели-

чения этого числа в результате процесса развития яиц при аутоинвазии (пункт б) и в результате процесса развития личинок до взрослых гельминтов (пункт д). Таким образом, вероятность увеличения числа взрослых гельминтов на единицу за достаточно малый интервал времени Δt есть величина

$$\omega h X(t) \Delta t + \theta \eta \Delta t. \quad (1)$$

В свою очередь вероятность уменьшения числа взрослых гельминтов на единицу за время Δt определяется только процессом эмиграции взрослых гельминтов (пункт ж) и равна

$$\tau X(t) \Delta t. \quad (2)$$

Исходя из предыдущего, легко получить вероятность того, что число взрослых гельминтов за время Δt не увеличится. Это есть величина

$$1 - (\omega h X(t) \Delta t + \theta \eta \Delta t). \quad (3)$$

Точно так же вероятность того, что число гельминтов за это же время не уменьшится, есть величина

$$1 - \tau X(t) \Delta t. \quad (4)$$

Так как эти два процесса взаимно независимы, то вероятность их одновременного существования, т. е. вероятность того, что число гельминтов за время Δt не изменяется, равно произведению вероятностей (3) и (4)

$$1 - [(\omega h + \tau) X(t) \Delta t + \eta \theta \Delta t], \quad (5)$$

причем здесь отброшены как пренебрежимо малые члены второго порядка малости по Δt .

Теперь, используя все вышеизложенное и считая все пять коэффициентов ω , h , θ , η , τ постоянными во времени и одинаковыми для всех особей хозяев рассматриваемой популяции, мы можем составить систему дифференциальных уравнений относительно вероятностей $P_k(t)$ — того, что при вскрытии хозяина будет обнаружено k гельминтов данного вида, если с момента начала заражения t_0 прошло время t . Не вдаваясь в детали построения системы уравнений (Baily, 1964), приводим ее конечный вид

$$\begin{cases} \frac{dP_k(t)}{dt} = [\omega h (k-1) + \theta \eta] P_{k-1}(t) - [(\omega h + \tau) k - \theta \eta] P_k(t) + \tau (k+1) P_{k+1}(t), \\ \frac{dP_0}{dt} = \theta \eta P_0 + \tau P_1 \end{cases} \quad (6)$$

или

$$\begin{cases} \frac{dP_k(t)}{dt} = [\lambda (k-1) + \nu] P_{k-1}(t) - [(\lambda + \tau) k - \nu] P_k(t) + \tau (k+1) P_{k+1}(t) \\ \frac{dP_0}{dt} = \nu P_0 + \tau P_1, \end{cases}$$

где $\lambda = \omega h$, а $\nu = \theta \eta$.

Нетрудно понять, что λ имеет смысл коэффициента рождения, т. е. λ есть среднее число взрослых гельминтов, появившихся в единицу времени в результате развития яиц, отложенных в том же хозяине (при условии аутоинвазии); ν — коэффициент заражения, т. е. среднее число взрослых паразитов, появившихся в единицу времени в результате развития личинок, попавших при заражении хозяина извне.

Используя условия, что в момент времени t_0 животное содержало $X(t_0) = 0$ взрослых гельминтов, можно решить эту систему уравнений, в результате чего будет получено некоторое распределение вероятностей $P_k(t)$, вид которого будет определяться соотношением параметров модели. Проанализируем решения этой системы уравнений при тех же со-

отношениях параметров, которые могут иметь место в реальной ситуации. Надо отметить, что мы не рассматриваем случай, когда $\nu=0$, т. е. когда имеет место однократное заражение и отсутствует возможность реинвазии.

Рассмотрим возможные соотношения между λ и τ .

1. Пусть $\lambda=0$, т. е. отсутствует процесс аутоинвазии. Отложенные гельминтами яйца не могут осуществлять заражение той же особи хозяина, в которой они отложены. В то же время наблюдается, с одной стороны, процесс заражения хозяина личиночными формами паразитов данного вида извне и, с другой — процесс гибели взрослых червей. При этом условии решение системы уравнений (6) позволяет получить распределение Пуассона

$$P_k(t) = \frac{[n_1(t)]^k}{k!} e^{-n_1(t)}, \quad (7)$$

где

$$n_1(t) = \frac{\nu(-\exp(-\tau t) + 1)}{\tau}.$$

2. Пусть $\lambda > 0$, но $\lambda = \tau$ — случай, когда среднее число гельминтов, развившихся в единицу времени в результате аутоинвазии, равно среднему числу погибших взрослых паразитов того же вида в единицу времени. При этом условии можно показать, что в качестве решения системы уравнений (6), как и в предыдущем случае, получается распределение Пуассона

$$P_k(t) = \frac{[n_2(t)]^k}{k!} e^{-n_2(t)}, \quad (8)$$

где $n_2(t) = \nu t$.

3. Наконец, пусть $\lambda > 0$ и $\lambda \neq \tau$, т. е. среднее число взрослых гельминтов, развившихся в результате аутоинвазии в единицу времени, не равно среднему числу погибших червей этого же вида. При учете этого условия в результате решения системы уравнений (6) получается отрицательное биномиальное распределение:

$$P_k(t) = \binom{r+k-1}{k} P^r q^k, \quad (9)$$

где

$$\binom{r+k-1}{k} = \begin{cases} \frac{(r+k-1)(r+k-2)\dots r}{k!}, & \text{при } k \neq 0 \\ 1 & \text{при } k = 0 \end{cases}$$

и

$$r = \frac{\nu}{\lambda}; \quad P = \frac{\lambda - \tau}{\lambda \exp[(\lambda - \tau)t] - \tau}, \quad \text{при } k = 0.$$

Для всех этих распределений можно вычислить математическое ожидание и дисперсию числа гельминтов, приходящихся на одно животное, если с момента заражения прошло время t .

В случаях (1) и (2) для распределения Пуассона мы имеем соответственно

$$\mu_1 = \sigma_1^2 = n_1 = \frac{\nu[1 - \exp(-\tau t)]}{\tau};$$

$$\mu_2 = \sigma_2^2 = n_2 = \nu t.$$

В случае (3) для отрицательного биномиального распределения получаем

$$\mu = \frac{rq}{p} = \frac{\nu(\exp[(\lambda - \tau)t] - 1)}{\lambda - \tau};$$

$$\sigma^2 = \frac{rq}{p^2} = \nu \exp[(\lambda - \tau)t] (\lambda \exp[(\lambda - \tau)t] - \tau) / (\lambda - \tau)^2.$$

Таким образом, мы получили вид и параметры распределений животных-хозяев по числу имеющихся у них гельминтов, если с начала заражения прошло время t .

Теперь рассмотрим следующую часто встречающуюся в практике ситуацию, когда с момента начала заражения животного до его вскрытия прошло столь большое время t , что все рассмотренные процессы уже действуют во всей популяции хозяев, т. е. гельминты осуществили в пределах этой популяции хозяев несколько смен поколений. Тогда в формулах (7), (8) и (9) время t можно считать достаточно большим, и мы можем перейти к пределу по t . В этом случае вид распределений не изменится, а их параметры будут соответствовать следующим выражениям:

$$1) n'_1 = \mu'_1 = \sigma'_1 = \frac{\nu}{\tau}, \quad \lambda = 0; \quad (10)$$

$$2) n'_2 = \mu'_2 = \sigma'_2 = \nu t, \quad \lambda > 0, \text{ но } \lambda = \tau; \quad (11)$$

$$3a) p' = 1 - \frac{\lambda}{\tau}, \quad \mu'_3 = \frac{\nu}{\tau - \lambda}, \quad \sigma'_3 = \frac{\nu \tau}{(\tau - \lambda)^2}, \quad \lambda < \tau; \quad (12)$$

$$3б) p'' = \left(1 - \frac{\tau}{\lambda}\right) \exp\{-(\lambda - \tau)t\}, \quad \mu''_3 = \frac{\nu}{\lambda - \tau} \exp[(\lambda - \tau)t], \\ \sigma''_3 = \frac{\nu \tau}{(\lambda - \tau)^2} \exp^2[(\lambda - \tau)t], \quad \lambda > \tau. \quad (13)$$

Из формул (11) и (13) видно, что в случаях, когда $\lambda \geq \tau$, математическое ожидание и дисперсия числа гельминтов на одно животное будет расти с увеличением времени t . Так что при условии $\lambda \geq \tau$ можно ожидать, что популяция хозяина должна быть на стадии вымирания. Однако в паразитологических исследованиях практически не встречаются случаи, когда можно точно сказать, что причиной гибели животных (снижение численности популяции) оказалась гиперинвазия гельминтами. Чаще мы встречаемся с относительно процветающими популяциями животных-хозяев, зараженными сравнительно ограниченным числом паразитических червей. Поэтому, когда есть основания полагать, что выполняются все требования, предусмотренные при построении модели, и имеются сведения о наличии аутоинвазии (т. е. $\lambda > 0$), то следует считать, что $\lambda < \tau$ и ожидать негативного биномиального распределения с соответствующими параметрами, описанными формулами (12).

В том же случае, когда $\lambda = 0$, т. е. отсутствует аутоинвазия, но соблюдаются все остальные описанные требования, следует ожидать распределения Пуассона с параметром, описанным формулой (10).

Предложенное рассмотрение гельминтологических процессов позволяет продемонстрировать причины, приводящие к отрицательному биномиальному распределению, в форме, достаточно удобной для анализа, и показать согласие их некоторых классов с рассмотренной моделью подобно другим паразитологическим примерам, описанным в литературе (Bliss and Fischer, 1953; Бреев, 1968).

Количественные характеристики, определяющие взаимодействие в системе гельминт—хозяин, необходимые в практике исследования, обычно получают через выборочные оценки скоростей рассматриваемых процессов.

Отрицательное биномиальное распределение — распределение двух-параметрическое, т. е. вероятности определенного числа гельминтов у одного хозяина полностью задаются знанием двух параметров. Поэтому достаточно оценить только две величины — две комбинации из пяти коэффициентов предложенной модели.

Обычно оцениваются следующие величины:

$$r = \frac{\nu}{\lambda} = \frac{\theta \eta}{\omega h}, \quad u = \frac{\nu}{\tau - \lambda} = \frac{\theta \eta}{\tau - \omega h}.$$

Таким образом, параметр r показывает, во сколько раз коэффициент заражения ν больше коэффициента рождения λ , а величина u — во сколько

раз этот коэффициент больше разности коэффициентов смертности и рождения взрослых гельминтов.

В том случае, когда $\lambda=0$ и получено распределение Пуассона, необходимо учитывать, что последнее распределение однопараметрическое, и можно оценивать только одну величину, одну комбинацию из трех коэффициентов предложенной модели. Как правило, оценивают величину

$$\mu = \frac{\nu}{\tau} = \frac{\theta\eta}{\tau},$$

которая показывает, во сколько раз коэффициент заражения ν больше коэффициента эмиграции гельминтов.

Заметим, что процессы, обозначенные на схеме (см. рисунок) широкими стрелками, не могут контролироваться отдельно, если рассматривается распределение хозяев по числу найденных у них взрослых гельминтов. Эти процессы связаны с изменениями промежуточных стадий развития паразитов. Поэтому информация о параметрах модели на этом ограничивается. Для увеличения информации необходимы дальнейшие исследования.

ВОЗМОЖНОСТИ РАСШИРЕНИЯ МОДЕЛИ

1. В предложенной модели предполагалось, что часть выделенных гельминтами яиц оставалась внутри того же организма хозяина, осуществляя весь цикл развития в пределах этого организма. Однако можно заметить, что это условие не является обязательным. Тот же результат можно получить, если предположить, что все выделенные в организме хозяина яйца выносятся во внешнюю среду, но часть из них, пропорциональная произведенному в этом же хозяине количеству, попадает в организм того же хозяина при заражении. При этом все процессы, включенные в модель, остаются прежними. Только часть из них (на рисунке она заключена в пунктирную рамку) выносятся во внешнюю среду. В этом случае коэффициент h приобретает несколько иной смысл. Теперь это коэффициент обратного заражения. Таким образом, h — это доля выделенных яиц гельминтами данного хозяина, вернувшаяся в него и развившаяся до взрослой формы.

Однако для того чтобы предложенная модель реализовалась, необходимо выполнение следующих двух условий: величина h постоянна во времени и одинакова для всех особей хозяев из рассматриваемой популяции; величина $\omega h X(t)$ сравнима или значительно превосходит величину $\theta\eta$, которая характеризует процесс заражения хозяина яйцами (личинками) стороннего происхождения. Возможность такого расширения модели более детально будет рассмотрена в сообщении 2.

2. При построении модели не учитывались иммунологические свойства организма хозяина. Это можно сделать не выходя за пределы рассматриваемой модели. Допустим, что иммунологическое воздействие организма хозяина направлено на подавление развития инвазионных личинок, проникших в организм хозяина. При этом оно тем сильнее, чем больше интенсивность инвазии последнего. Можно предположить, что доля выживших личинок линейно уменьшается с ростом числа взрослых гельминтов. Иначе говоря, коэффициент η должен представлять линейную убывающую функцию от $X(t)$, т. е.

$$\eta = \eta_0 - \pi X(t),$$

тогда выражения (1), (2) и (5) перепишутся в виде

$$(\omega h - \theta\pi) X(t) \Delta t + \theta\eta_0 \Delta t, \quad (1'')$$

$$\tau X(t) \Delta t, \quad (2'')$$

$$1 - (\omega h - \theta\pi + \tau) X(t) \Delta t - \theta\eta_0 \Delta t. \quad (3'')$$

Нетрудно заметить, что все наши рассуждения и решения не отличаются от предыдущих за двумя исключениями: везде вместо η теперь стоит η_0 , а вместо ωh будет стоять величина $\omega h - \theta\pi$. Введение параметра

π не изменяет вид распределения животных по числу найденных в них гельминтов. Однако этот параметр невозможно оценивать отдельно и его введение может иметь только познавательное значение. Важно отметить, что при этом не учитывается генетическое разнообразие защитных реакций животных-хозяев. Все параметры модели, включая π , считались постоянными для всех особей популяции хозяев. Различие между отдельными животными этой популяции по числу найденных в них паразитов носит случайный характер. В то же время известно, что существуют различные реакции организма у разных животных в одной популяции, поэтому мы находимся перед выбором: рассмотренная модель неверна, и к полученным типам распределения — Пуассона и отрицательному биномиальному приводит другая модель, построенная с учетом генетико-иммунологических свойств хозяев, и построенная модель верна, однако реальные распределения отличаются от предложенных, но это отличие настолько мало, что оно не констатируется теми статистическими методами, которыми принято пользоваться. Чтобы сделать выбор, какое из этих двух предположений верно, необходимы дальнейшие исследования. Построенная модель может иметь познавательное значение в том случае, где можно не учитывать различие между защитными реакциями отдельных особей хозяев.

Следует заметить, что подобный подход к получению отрицательного биномиального распределения в результате совместного анализа некоторых биологических процессов использован Кохеном (Cohen, 1969) при рассмотрении распределения природных стад приматов по числу особей.

ВЫВОДЫ

1. В работе построена математическая модель, объясняющая пуассоновское и отрицательное биномиальное распределения животных-хозяев по числу найденных у них гельминтов.
2. В основу построения модели положено предположение, что процессы гельминтологического заражения, размножение и гибель паразитов имеют характер стохастических процессов.
3. Обсуждена возможность расширения предложенной модели на серию случаев инвазирования с учетом аутоинвазии и иммунологических реакций хозяина, препятствующих развитию паразитов.

Л и т е р а т у р а

- Б р е в К. А. 1968. О распределении личинок подкожных оводов в стадах крупного рогатого скота. I. Негативное биномиальное распределение как модель распределения личинок оводов. *Паразитол.*, 2(4) : 322—333.
- В е н ц е л ь Е. С. 1969. Теория вероятностей. Изд. «Наука», М. : 106—113.
- B e i l e y N. T. J. 1964. The elements of stochastic process with applications to natural sciences. Wiley, New York.
- B l i s s C. I. and F i s c h e r R. A. 1953. Fitting the negative binomial distributions to biological data and note on the efficient fitting of negative binomial. *Biometrics* (2) : 176—200.
- C o h e n Joel E. 1969. Natural primate troops and stochastic population model. *American Naturalist*, 103 (933) : 455—479.

STOCHASTIC PATTERN OF HELMINTHOLOGICAL INVASION

I. THE BUILDING OF MODEL

E. Ja. Frisman, E. Kh. Ginzburg and K. P. Fedorov

S U M M A R Y

Mathematical pattern was made. It explains the Poisson and Negative binomial distribution of helminths in their animal-hosts. This pattern suggests that processes of reproduction, invasion and mortality of helminths are stochastic. Possibility of expansion of this pattern in cases of autoinvasion and immunological reactions of the host's organism, which prevents the development of helminths, was discussed.